UEBER DEN

BEWEGUNGSMECHANISMUS DES COMPOSITENPAPPUS.

INAUGURAL-DISSERTATION

VERFASST UND DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

KGL. BAYER. JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VORGELEGT

AM 11. JULI 1901

VON

ARNOLD HIRSCH

AUS STETTIN.

MIT EINER TAFEL.

BERLIN.

E. EBERING'S BUCHDRUCKEREI.

1901.

UEBER DEN

BEWEGUNGSMECHANISMUS DES COMPOSITENPAPPUS.

INAUGURAL-DISSERTATION

VERFASST UND DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

KGL. BAYER. JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VORGELEGT

AM 11. JULI 1901

VON

ARNOLD HIRSCH

AUS STETTIN.

MIT EINER TAFEL.

BERLIN.
E. EBERING'S BUCHDRUCKEREI.
1901.

MEINER

LIEBEN MUTTER

IN DANKBARKEIT

GEWIDMET.

Nachstehende Arbeit wurde im Wintersemester 1899/1900 im kgl. botanischen Institut der Universität Berlin auf Veranlassung des Herrn Geh. Reg.-Rat Professor Dr. Schwendener begonnen und im Sommersemester 1901 im kgl. botanischen Institut der Universität Würzburg unter Leitung des Herrn Professor Dr. Kraus zu Ende geführt.

Es sei mit gestattet, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern Herrn Geh. Reg.-Rat **Prof. Dr. Schwendener** und Herrn **Prof. Dr. Kraus** für die mir in liebenswürdiger Weise gewährte Unterstützung bei Ausführung der Arbeit meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549807_0257

Biologische Bedeutung des Pappus.

Die Erscheinung der Bewegungsfähigkeit durch hygroskopische Vorgänge am pflanzlichen Organismus ist seit langer Zeit Gegenstand wiederholter Untersuchung gewesen. Auf einer solchen hygroskopischen Bewegung beruht auch die Fähigkeit des Compositen-Pappus, sich im trockenen Zustande auszubreiten und im feuchten Zustande sich zusammenzulegen. Ich lasse die Frage offen, wer diese Bewegung in ihrer Bedeutung zum ersten Male erkannt hat. Eine ausführliche Beobachtung in biologischer Hinsicht finden wir jedoch in der Abhandlung Kerners:* „Der Einfluss der Winde auf die Verbreitung der Samen im Hochgebirge", in welcher er auf die Zweckmässigkeit des fallschirmartig ausgebreiteten Pappus aufmerksam machte. Welche wichtige Rolle dem als Flugapparat dienenden Pappus bei der Verbreitung der Früchte durch den Wind zukommt, ersehen wir aus der Beobachtung Kerners, dass er unter günstigen Bedingungen im Hochgebirge in der Minute etwa 280 Pflanzensamen zählen konnte, die nur allein durch den aufsteigenden Luftstrom vor ihm emporgeführt wurden.

In diesem besonderen Falle findet eine Verbreitung der betreffenden Früchte auf weite Strecken hin nicht statt, da bei vollständiger Windstille die einzelnen Früchte

* Zeitschrift des deutschen Alpenvereins, Bd. II, 1870—1871.

nur in die Höhe emporgehoben werden. Und auch dieser Aufstieg erreicht nur eine gewisse Grenze, die Kerner auf etwa 500—600 Meter schätzt.

Dadurch, dass der zur Flugeinrichtung dienende Pappus nur in vollständig trockener Luft sich in der geeigneten fallschirmartigen Lage befindet, ist es zu erklären, dass die aufsteigenden Früchte nicht über einen gewissen Höhepunkt hinauskommen können, denn die relative Feuchtigkeit der Luft nimmt in der Höhe zu. Eine solche Zunahme muss selbstverständlich eintreten, sobald die erwärmte Luft beim Aufsteigen sich ausdehnt und abkühlt. Das in der Luft reichlich in Dampfform vorhandene Wasser bewirkt ein Befeuchten des ausserordentlich hygroskopischen Pappus. Die einzelnen Pappusstrahlen legen sich pinselartig zusammen, und der Pappus hat nun in diesem Zustande seine Eigenschaft als wirksamer Flugapparat verloren; daher werden die betreffenden Früchte, deren Gewicht zudem auch durch die Aufnahme des Wassers vergrössert wurde, allmählich zu Boden sinken. Um sich von der Richtigkeit seiner Beobachtung zu überzeugen, stellte Kerner folgenden Versuch an: Er brachte die mit einem Pappus versehenen Früchte von Valeriana in einen mit Wasserdampf erfüllten Raum, der durch eine Glasglocke abgeschlossen war. Die vorher im trockenen Zustande sternförmig ausgebreiteten Haare des Flugapparates rollten sich schneckenförmig so weit zusammen, dass sie schliesslich nur noch kleine knopfförmige dem Achaenium aufsitzende Convolute bildeten. Ein so durch die Feuchtigkeit veränderter Pappus ist natürlich nicht im Stande, als Flugapparat zu dienen.

Mit Recht legt somit Kerner der nur durch den Luftstrom bewirkten Verbreitung keine grosse Bedeutung bei. Widerspruch muss aber seine Anschauung finden, dass eine Verbreitung durch den Wind auf weite Strecken hin

ausgeschlossen sei; so giebt auch Nobbe in seinem Handbuche der Samenkunde an, dass die mit einem Pappus versehenen Früchte der Disteln oft meilenweite Strecken durch die Luft zurücklegen.

Ebenso weist Hildebrand* in seiner ein Jahr nach der Kernerschen Abhandlung erschienenen Arbeit „Ueber die Verbreitungsmittel der Compositen-Früchte" auf die grosse Bedeutung hin, die der Pappus bei der Verbreitung der Achaenien einnimmt. Zwei Mittel sind es vornehmlich, über welche die Compositen zur Verbreitung der Achaenien verfügen: In dem einen Falle ist es der Wind, welcher die mit einem Haarkranze versehenen Früchte weite Strecken fortführt, in dem anderen Falle geschieht die Verbreitung der Samen dadurch, dass die betreffenden Früchte mit Hilfe kleiner Widerhaken vorüberziehenden Tieren sich anheften und verschleppt werden. Diese hakenförmigen Anhänge finden wir in mannigfacher Weise und an den verschiedensten Stellen bei den Compositen ausgebildet. Die bekannteste Art der Verbreitung in dieser Hinsicht bildet die Gattung Lappa. Hier endigt die Spitze der Involucralblätter in einen Haken, welcher sich sehr fest in dem Haarpelz der Tiere eingräbt. In anderen Fällen, so bei den Calendula-Arten sind die Achaenien mit einem Kamm von Haken ausgestattet, vermittelst dessen die Früchte an dem Haarpelz der Tiere haften bleiben. Bei einigen Bidens-Arten finden wir sogar den Pappus selbst mit zahlreichen kleinen Widerhaken versehen.

Diese wenigen Beispiele mögen die mannigfache Ausbildung der Haken, welche bei der Verbreitung durch die Tiere benutzt werden, veranschaulichen; uns soll fortan nur die Art der Verbreitung beschäftigen, welche vom

* Hildebrand, Ueber die Verbreitungsmittel der Kompositen-Früchte (Bot. Ztg. 1872).

Winde abhängig ist, und auch hier finden wir die mannigfaltigsten Vorrichtungen, welche sehr verschiedenen morphologischen Ursprungs sind. Wir sehen nämlich, dass nicht nur typische Flugapparate, wie Pappusgebilde und geflügelte Achaenien, bei der Windverbreitung in Wirksamkeit treten, sondern es werden auch noch ganz andere Organe zur Flugeinrichtung benutzt, wie die Spreublätter und die Involucralblätter, ja es kommt sogar auch der Fall vor, dass die bis zur Fruchtreife frisch bleibende Blumenkrone zur Flugvorrichtung dient. Bei den meisten Compositen findet jedoch die Verbreitung durch den Wind vermittelst eines Pappus statt, der selbst wieder eine sehr verschiedenartige Ausbildung erfahren hat. Bevor wir jedoch hierauf genauer eingehen, erscheint es zweckmässig, die morphologische Bedeutung des Pappus näher zu beleuchten. Während bei den meisten Pflanzen der Kelch die Aufgabe hat, die Blüte im Knospenzustande und während der Fruchtreife zu schützen, fällt diese Aufgabe bei den Compositen den Hüllblättern und zum Teil auch den Spreublättern zu. Es ist somit die Anwesenheit eines Kelches in gewöhnlicher Form überflüssig, respektive muss derselbe eine andere Funktion erfüllen. Wir sehen daher bei einigen Compositen entweder den Kelch nur rudimentär in Form eines Wulstes, welcher an Stelle der Kelchzipfel Hervorragungen oder Verdickungen besitzt, ausgebildet, oder auch sogar den Fall eintreten, dass nicht einmal die Anlage eines Kelches, wie z. B. bei den Ambrosineen vorhanden ist. Meistens finden wir jedoch auf dem vorhandenen Kelchsaum eigenartige Gebilde in Form von Haaren, Borsten oder Schuppen auftreten, welche wir mit dem Namen „Pappus“ bezeichnen. Derselbe besteht in der Mehrzahl der Fälle aus einem oder mehreren Kränzen feiner Haare oder borstiger Strahlen, die am oberen Ende der geschnäbelten oder ungeschnäbelten

Achänien sich befinden. Bei Lasiospermum und Cryptostemma finden wir die ganze Oberfläche der Frucht mit Haaren dicht besetzt. Diese Haare verfilzen bei der Frucht reife untereinander, so dass die Frucht das Aussehen einer aus feiner Wolle zusammengeballten Kugel erhält. Hierdurch wird jedoch das spezifische Gewicht der ganzen Frucht sehr verringert, so dass dieselbe mit Leichtigkeit vom Winde fortgeweht werden kann. In welcher Weise der Pappus wegen der Eigenart seiner Form im hohen Grade der Verbreitung der Samen zu dienen im Stande ist, ersehen wir aus dem Abschnitt der Hildebrand'schen Arbeit, in welchem er die Verbreitung der Achänien durch den Wind schildert, indem er eine eingehende Beschreibung des Pappus als Flugapparat giebt. Der am häufigsten vorkommende Fall ist der, dass bei trockenem Wetter die einzelnen Strahlen des Pappus sich wie eine Art Fallschirm über dem den Samen enthaltenden Achaenium ausbreiten. Durch diese Vorrichtung werden selbst bei wenig bewegter Luft die betreffenden Früchte von der Mutterpflanze fortgeführt. Die fallschirmartige Ausbreitung hat bei vielen Compositen schon stattgefunden, bevor die Achänien sich von der Mutterpflanze loslösen, während in anderen Fällen ein Ausbreiten der Pappushaare erst dann eintritt, nachdem die Früchte vom Blütenboden abgefallen sind. Eine besonders interessante Erscheinung in dieser Hinsicht bietet das Verhalten von Silybum marianum. Hier findet durch das allmähliche Eintrocknen der Involucralblätter ein starkes Zusammenpressen der mit einem Pappus versehenen Achaenien statt. Durch den hierdurch entstandenen Druck werden die Früchte gewaltsam emporgehoben und beim Herausgleiten weggeschleudert. Mit Hilfe des nun auch in Wirksamkeit tretenden Pappus werden sie alsdann eine Strecke weit von ihrem Entstehungsorte fortgeführt. Aus obigem Beispiele ersehen wir, dass in diesem Falle für die

Verbreitung der Achänien sowohl durch einen Pappus als auch durch die Involucralblätter gesorgt ist. Diese beiden Verbreitungsmittel sind ebenfalls bei den einzelnen Lappa-Arten vorhanden; denn neben dem für die Windverbreitung ausgebildeten Pappus finden wir die mit einem Haken versehenen Involucralblätter, durch welche, wie ich schon oben erwähnt habe, eine Verbreitung durch Verschleppung stattfindet. In Folge dessen erscheint die Verbreitung durch den Wind überflüssig; und es entspricht daher der Sparsamkeit im Haushalte der Natur, dass der vorhandene Pappus durch frühzeitiges Abfallen vollständig seinen Wert verliert.

Auf Grund dieser seiner Beobachtungen kommt nun Hildebrand zu dem Ergebnis, dass die Natur sich zur Erreichung eines und desselben Zweckes der in der verschiedensten Weise umgeformten Organe bedient, ohne dass jedoch der physiologisch gleiche Wert eines Pflanzenteils der morphologisch gleichen Bedeutung desselben entspricht; denn sowohl Pappus, wie Involucralblätter dienen physiologisch demselben Zwecke, nämlich der Verbreitung der Frucht.

Durch welche Zellen jedoch das Ausbreiten der Pappusstrahlen ermöglicht wird, wodurch also erst ein wirksames Pappusgebilde geschaffen wird, über diese Frage giebt uns Hildebrand in seiner Abhandlung keinen Aufschluss. Dagegen ist für die Involucralblätter diese Frage in anatomischer Beziehung durch eine Abhandlung Ràthays:* „Ueber Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynareen-Involucren“ in befriedigender Weise gelöst worden, Ráthay weist nämlich nach, dass die Involucral-

* E. Ráthay, Ueber Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynanen-Involucren. [Sitzber. d. Kais. Akademie in Wien.]

blätter der Cynareen sich beim Befeuchten mit Wasser deshalb schliessen, weil das auf der Unterseite der Blätter unmittelbar der Epidermis sich anschliessende Sklerenchym im feuchten Zustande wegen seiner grösseren Quellungsfähigkeit in bedeutend höherem Masse befähigt ist, sich zu verlängern, als das in der Nähe der oberen Seite der Blätter gelegene parenchymatische Gewebe. In derselben Weise erklärt Ráthay auch das Oeffnen der Involucralblätter, indem er ausführt, dass beim Austrocknen das viel stärker gequollene Sklerenchym sich weit mehr verkürzt als die weniger stark gequollenen parenchymatischen Zellen.

Die Eigenschaft des Compositen-Pappus, im feuchten Zustande sich zu schliessen und im trockenen Zustande sich auszubreiten, hat auch Ráthay beobachtet, ohne jedoch näher auf den diese Bewegung bedingenden Mechanismus einzugehen. Dieser Mechanismus ist überhaupt bis auf die neuere Zeit nicht untersucht worden, während der analoge an Antherenklappen, Farnsporagien, Elateren der Lebermooskapseln und an den Laubmoosperistomen genauer studiert worden ist. Es dürfte daher von Interesse sein, die diesbezüglichen Verhältnisse bei dem Pappus der Compositen näher zu erörtern.

Talieff,* welcher zuerst bei den Compositen nach dieser Richtung hin genauere Untersuchungen angestellt hat, giebt uns in seiner Arbeit: „Ueber das hygroskopische Gewebe des Compositen-Pappus“ eine eingehende anatomische Schilderung von den Zellen, welche die Bewegung der Pappushaare bedingen. Nach dem Referate von Rothert** teilt Talieff die Compositen nach dem anatomischen Bau

* Talieff, Ueber das hygroskopische Gewebe des Compositen-Pappus.

** Bot. Centralblatt 1895 Bd. 63 S. 320.

der Zellen, durch welche die Bewegung der Pappushaare herbeigeführt wird, in drei Haupttypen ein.

I. Typus.

Alle Ligulifloren und die Mehrzahl der Tubulifloren gehören hierher und bilden den von Talieff bezeichneten Lactuca-Typus. Bei den meisten Vertretern der in dieser Gruppe behandelten Unterabteilungen zeigt sich im Wesentlichen immer dasselbe anatomische Bild. Am oberen Ende bildet das Achaenium einen hohlen cylinderförmigen Schnabel, welcher in den meisten Fällen rein sklerotisch ist oder doch wenigstens Gefässbündel besitzt, die mit einem Sklerenchymbeleg versehen sind. Ursprünglich ist der Fruchtschnabel mit parenchymatischen Zellen erfüllt, an deren Stelle durch allmähliches Zerreissen dieser Zellen eine Höhlung entsteht; ein korkartiges Diaphragma begrenzt den Hohlraum nach oben hin. In jeder Zelle dieses korkartigen Gewebes finden sich entweder gut ausgebildete Einzelkrystalle oder andere Krystallbildungen in Form von charakteristischen Sphäriten oder sphäritischen Drusen. Der obere Teil des Fruchtschnabels trägt das hygroskopische Gewebe und wird von ihm umgeben. Macht man durch das betreffende Gewebe einen Längsschnitt, so erhält man schon bei schwacher Vergrösserung das Bild eines mässig gewölbten Kissens, welches aus mehreren Reihen dünnwandiger, ohne Intercellularen aneinanderschliessender Zellen besteht. Die Membranen dieser Zellen stehen nach Talieff in ihrem chemischen Verhalten den verholzten Zellen nahe, ohne jedoch vollständig mit ihnen übereinzustimmen. Wie wir weiter unten sehen werden, kann ich mich dieser Beobachtung Talieffs nicht in allen Punkten anschliessen. Durch die Einwirkung des Wassers findet ein Quellen der Zellmembranen in der Richtung der Fläche statt, während beim Austrocknen ein Schrumpfen

dieses hygroskopischen Gewebes eintritt, so dass dasselbe im Radialschnitt in Folge der Volumenverminderung der einzelnen Zellen sichelförmig erscheint. An das hygroskopische Gewebe schliesst sich ein Gewebering an, der die Pappusstrahlen trägt. Dieser Ring ist an der Innenseite mit dem Fruchtschnabel verwachsen, während er an der Aussenseite mit den contraktionsfähigen Zellen des hygroskopischen Gewebes in Verbindung steht. Findet nun beim Austrocknen eine Contraktion dieser Zellen statt, so wird der Gewebering nach unten gezogen, was ein Ausbreiten der einzelnen Pappushaare zur Folge hat. Talieff will neben dieser Art der Pappusbewegung gleichzeitig auch eine Krümmung der einzelnen Pappusstrahlen in ihrem basalen Teile beobachtet haben, ohne dass er jedoch die Ursache dieser Krümmung mikroskopisch feststellen konnte. Diese Angabe Talieffs fand ich bei keinem von mir untersuchten Objekte bestätigt. Denn entweder findet eine passive Bewegung der gerade bleibenden Pappushaare durch hygroskopische Zellen, welche unterhalb des Pappus liegen, statt, oder es tritt eine Auswärtskrümmung der Haare selbst ein, welche durch die im basalen Teile der Pappusstrahlen befindlichen dynamischen Zellen herbeigeführt wird, die durch ihr ungleichartiges Verhalten beim Austrocknen diese Auswärtskrümmung der Pappushaare bedingen. Ebenso muss ich eine andere am Schluss desselben Abschnittes aufgestellte Behauptung Talieffs in mancher Beziehung als unrichtig bezeichnen. Er weist nämlich auf einige Ausnahmefälle hin, in welchen das hygroskopische Gewebe nur einmal, und zwar sofort bei der Fruchtreife in Thätigkeit tritt, und dann später nicht mehr befähigt ist, sei es im feuchten oder im trockenen Zustande, ein Zusammenlegen oder ein Ausbreiten der Haare herbeizuführen. Als solche Ausnahmefälle werden Leontodon, Hieracium, Erigeron-Arten und Vernonia rigidifolia angeführt. Bei

den von mir untersuchten Leontodon und Hieracium-Arten konnte ich selbst an altem Herbarmaterial eine Bewegung der Pappushare feststellen. Bei Leontodon bewegen sich jedoch die Haare in entgegengesetzter Richtung, d. h. durch die Wirkung des Wassers wird ein Ausbreiten der einzelnen Pappusstrahlen herbeigeführt, während beim Austrocknen ein Zusammenlegen der Pappushaare eintritt. Bei Hieracium findet zwar eine geringe, aber doch deutlich wahrnehmbare, in normaler Weise verlaufende Bewegung der Haare statt.

II. Typus.

Als zweiten Typus stellt Talieff den Tussilago-Typus auf, zu welchem er nur die Tussilagineen rechnet. In dieser Unterabteilung finden wir einen vom gewöhnlichen Verhalten abweichenden anatomischen Bau des hygroskopischen Gewebes. Die Pappusstrahlen sind hier zwar auch an einem Gewebering befestigt, der jedoch nach Talieff nicht nur die Aufgabe hat, als Träger für die einzelnen Pappushaare zu dienen, sondern gleichzeitig selbst als hygroskopisches Gewebe zu wirken. Nach der Angabe Talieffs soll nämlich dieser Gewebering aus mehreren Schichten bestehen, von denen die äusseren aus dickwandigen, die inneren aus dünnwandigem Parenchym gebildet werden. Da nun das dünnwandige Gewebe nicht in dem Maasse wie das dickwandige quellungs- und schrumpfungsfähig ist, so findet durch die ungleichmässige Quellungsfähigkeit im feuchten Zustande eine stärkere Quellung der dickwandigen Zellen statt, und mithin erfolgt auch ein Zusammenlegen der einzelnen Pappusstrahlen. Im trockenen Zustande tritt nun in umgekehrter Weise durch Membranschrumpfung eine stärkere Kontraktion der bebetreffenden Zellen ein, wodurch ein Ausbreiten der einzelnen Pappushaare bedingt wird.

Entgegen diesen Angaben werden meine Untersuchungen zeigen, dass auch hier die Bewegung durch aktive Thätigkeit der Haare selbst stattfindet. Es ist daher diese Unterabteilung in dem von Talieff aufgestellten dritten Typus einzureihen.

III. Typus.

In dem dritten Typus, dem Cirsium-Typus, sind von Talief die Fälle aufgenommen worden, bei denen eine aktive Bewegung der Pappushaare vorhanden ist. Hierher stellt er alle untersuchten Cynareen. Die Bewegung der Haare erfolgt in der Weise, dass sich dieselben beim Austrocknen nach auswärts krümmen. Hervorgerufen wird diese Krümmung durch dynamische im basalen Teile liegende Zellen. Die Beobachtung Talieffs, dass hier die Pappushaare in ihrer ganzen Länge an der Aussenseite dickwandige und an der Innenseite dünnwandige Zellen besitzen, die sich im feuchten und im trockenen Zustande verschieden verhalten, konnte ich jedoch nicht bestätigt finden. Diese Haare bestehen vielmehr aus gleichartig gebeuten langgestreckten Zellen, die deutlich mit Phloroglucin und Salzsäure Holzreaktion geben. Ihren Charakter als Emergenzen hat Talief richtig erkannt; auf ihren Bau werde ich weiter unten noch ausführlich eingehen, aber hier schon hervorheben, dass in ihrem basalen Teile an der Aussenseite die die Krümmung bedingenden dynamischen Zellen liegen, welche im polarisierten Licht an ihrer charakteristischen Färbung zu erkennen sind.

IV.

Den drei Haupttypen reiht Talieff noch eine vierte Gruppe an, die er mit der Ueberschrift: „Uebergangsformen“ versehen hat. In derselben schildert uns der Autor zunächst die Uebergänge, die er zwischen dem

Tussilago und dem Lactuca-Typus bei einigen Tussilagineen und Senecioneen gefunden haben will. Ferner rechnet er zu diesen Uebergangsformen auch Inula und Gnaphalium, bei welchen er eine Vereinigung des Tussilago-Typus mit dem Cirsium-Typus annimmt. Eine solche Kombination der aktiven und passiven Bewegungsfähigkeit der Pappushaare habe ich bei den von mir untersuchten Arten nicht feststellen können, wie wir das Nähere hierüber weiter unten bei der Besprechung der einzelnen Unterabteilungen noch kennen lernen werden.

Nach Aufstellung der oben genannten Typen schildert uns Talief noch einige Einzelheiten, so hat er in der verdickten Aussenwand der Epidermis bei den Achaenien von Inula Krystalle gefunden, von welchen er vermutet, dass sie aus oxalsaurem Kalk bestehen. Diese Wahrnehmung Talieffs kann ich bestätigen. Es zeigen sich nämlich in einem Längsschnitt durch die Aussenwand der Epidermis in den einzelnen Zellen klinorhombische Krystalle, die als Calciumoxalat angesehen werden müssen, da sie durch Salzsäure ohne Aufbrausen allmählich gelöst werden und in Essigsäure vollständig unlöslich sind. Ferner wird noch auf das eigentümliche Verhalten von Aster sibiricus hingewiesen. Bei dieser Pflanze soll sich zwar ein charakteristisches Polstergewebe finden, welches jedoch nicht quellungsfähig sei, und daher die Bewegung der Pappushaare nicht herbeiführen könne. Vielmehr soll die Ursache der Bewegungsfähigkeit der Haare in dem Quellen und Austrocknen unter dem Polster gelegener Zellen zu suchen sein. Eine genauere Untersuchung dieser Zellen scheint Talief jedoch nicht vorgenommen zu haben. Es war mir leider nicht möglich, Aster sibiricus zu erhalten; ich kann daher über diesen eigenartigen Fall keine näheren Angaben machen, wollte ihn jedoch nicht unerwähnt lassen. Talieff hat die Entwickelungsgeschichte des hygroskopischen

Gewebes genauer bei Lactuca Scariola studiert und gefunden, dass die kontraktionsfähigen Zellen am ersten Tage nach dem Verblühen noch lebend sind, und dass ihre Membranen sich noch im unverholzten Zustande befinden. Diese Zellen besitzen aber zur Zeit schon in hohem Grade die Fähigkeit, beim Austrocknen sich zu kontrahieren und beim Befeuchten stark zu quellen. Nach einigen Tagen sterben die Zellen allmählich ab, indem das in ihnen enthaltene Plasma schwindet, und gleichzeitig gehen die Membranen in den verholzten Zustand über. Diese allmähliche Veränderung dauert bis zum fünften Tage, bis zu welchem das hygroskopische Gewebe seine definitive Umgestaltung erfahren hat.

Diese Angaben Talieffs decken sich im Wesentlichen mit den Beobachtungen, welche ich in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung an dem Polstergewebe bei Scorzonera hispanica gemacht habe. Auch hier sind die kontraktionsfähigen Zellen des hygroskopischen Gewebes gleich nach der Fruchtreife noch lebend und enthalten Protoplasma, welches jedoch allmählich mit zunehmender Fruchtreife schwindet. Dieser allmähliche Schwund des Protoplasmas dauert bis zum achten Tage. An demselben sind dann sämtliche Zellen des Polstergewebes protoplasmafrei, und ihre Membranen sind in den verholzten Zustand übergegangen, sie geben daher mit Phloroglucin und Salzsäure deutliche Rotfärbung.

Die Kontraktions- resp. Quellungsfähigkeit der betreffenden Polsterzellen ist zwar schon am ersten Tage nach dem Verblühen vorhanden, jedoch noch nicht in demselben Masse ausgebildet als nach vollendeter Fruchtreife.

Ein ähnliches Verhalten, wie bei Lactuca Scariola hinsichtlich der ersten Entwickelung des hygroskopischen Gewebes stellt Talieff auch bei Leontodon autumnalis fest.

Nach seiner Ansicht besitzt das hygroskopische Gewebe nur im Anfangsstadium der Fruchtreife hygroskopische Eigenschaft, und zwar so, dass beim Austrocknen eine Bewegung der Haare nach der Aussenseite zu stattfindet. Nach der völligen Reife der Achaenien verharrt dagegen der ausgebreitete Pappus in seiner Lage. Man sichert jedoch die hygroskopische Empfindlichkeit dem betreffenden Gewebe, wenn man die Achaenien bald nach dem Abblühen in Alkohol einlegt.

Wie ich schon oben erwähnt habe, findet bei Leontodon autumnalis zweifellos auch nach vollendeter Fruchtreife noch eine Bewegung der einzelnen Haare statt. Und zwar erfolgt diese Bewegung der Pappusstrahlen, da die dynamischen Zellen an der Innenseite der Haare liegen beim Befeuchten nach aussen und beim Austrocknen nach innen. Ein Verhalten, welches dem normalen gerade entgegengesetzt ist. Die Beobachtung Talieffs, dass im Anfang der Fruchtreife eine normale Bewegung der Haare stattfindet, erscheint zweifelhaft, da es doch unmöglich ist,, anzunehmen, dass nach der Fruchtreife eine molekulare Umlagerung der kleinsten Teilchen in den dynamischen Zellen eingetreten ist.

Bei der Besprechung der morphologischen Bedeutung des Pappus vertritt auch Talieff die Anschauung, dass derselbe als ein umgewandelter Kelch aufzufassen sei. Er zieht ferner einen Vergleich zwischen dem Pappus und den ebenfalls mit hygroskopischen Eigenschaften ausgestatteten Involucralblättern. Während, wie schon von Ráthay festfestgestellt wurde, die Involucalblätter der Cynareen im Princip denselben anatomischen Bau aufweisen, wie die einzelnen Pappusstrahlen in derselben Unterabteilung, zeigen die Involucralblätter der Cichoriaceen und der Tubuliflorен einen von den Cynareen abweichenden Bau. Aehnlich, wie bei den Pappusstrahlen, findet sich auch hier bei den

Involucralblättern ein hygroskopisches Gewebe in Form von dünnwandigen contraktionfähigen Zellen. Aus diesen Beobachtungen ist daher der Schluss zu ziehen, dass eine Uebereinstimmung im Bewegungsmechanismus zwischen Pappus und Involucralblättern besteht. In der biologischen Betrachtungen des hygroskopischen Gewebes wird der Grad der Anpassungsfähigkeit des Pappus näher beleuchtet. Die grösste hygroskopische Empfindlichkeit finden wir beim Pappus der Tussilagineen, da hier durch die Einwirkung von feuchter Luft schon nach einigen Minuten ein Zusammenlegen der einzelnen Pappusstrahlen eintritt. Am geringsten ist die Empfindlichkeit im Lactuca-Typus ausgebildet. Die feuchte Luft vermag hier erst nach mehreren Stunden eine Reaktion herbeizuführen. In der Mitte zwischen dieser grossen und dieser geringen hygroskopischen Empfindlichkeit steht der Cirsium-Typus. Diese Angaben Talieffs kann ich durch meine Beobachtungen bestätigen.

Am Schluss seiner Untersuchungen übt Talieff eine Kritik über die verschiedenen Unterabteilungen der Compositen in systematischer Beziehung, und will mit Recht das hygroskopische Gewebe der einzelnen Pappusgebilde bei der systematischen Einteilung der Compositen mitbenutzt wissen, da dasselbe in den verschiedenen Gattungen und Gruppen wichtige Anhaltspunkte liefert.

Eigene Beobachtungen.

Der Zweck meiner Untersuchungen ist, festzustellen, auf welche physikalische Vorgänge die Bewegung der Pappushaare zurückzuführen ist, eine Frage, welche Talieff in seiner Arbeit nicht erörtert hat. Um nun das physikalische Verhalten der die Bewegung der Pappushaare bedingenden Zellen im feuchten und im trockenen Zustande zu beobachten, erschien es geboten, da nach Talieff Verschiedenheiten im Bau des hygroskopischen Gewebes vorhanden sind, zahlreiche Untersuchungen bei den einzelnen Vertretern der verschiedenen Unterabteilungen der Compositen anzustellen.

I. Allgemeiner Teil.

In den Fällen, in welchen die Bewegung der Haare durch ein Polstergewebe hervorgerufen wurde, konnte dasselbe schon makroskopisch in Form eines wulstartigen, am oberen Ende des Achaeniums befindlichen Ringes wahrgenommen werden. Mikroskopisch zeigten, wie vorauszusehen war, die betreffenden Unterabteilungen grosse Verschiedenheiten im Bau der die Bewegung bewirkenden Zellen. Zur mikroskopischen Untersuchung wurden die betreffenden Objekte in der Weise praepariert, dass ich

dieselben nach dem Abschneiden des oberen Teiles der Pappushaare und des unteren Teiles der Frucht respektive des Fruchtschnabels in eine Lösung von Gummi arabicum einbettete. Der Gummilösung setzte ich eine geringe Menge Glycerin hinzu, um die Sprödigkeit des Gummi arabicums nach dem Austrocknen zu vermeiden. Die hergestellten Längs- und Querschnitte wurden durch Auslaugen mit Wasser vom Gummi arabicum befreit und dann mikroskopisch untersucht. Hierbei zeigte sich bei fast allen Liguliflоren und bei der Mehrzahl der Tubuliflоren das folgende anatomische Bild. Die aus langgestreckten Zellen bestehenden, häufig verholzten Pappushaare sind an einem Gewebering inseriert, der aus einer oder mehreren Reihen dickwandiger parenchymatischer Zellen besteht. Dieser Gewebering hängt an der Innenseite mit der Fruchtwandung zusammen, während an der Aussenseite sich unmittelbar das Polstergewebe mit den hygroskopischen Zellen anschliesst. Dasselbe besteht aus polygonalen, ohne Intercellularen, meistens in Curvenform aneinandergereihten Zellen, die in allen Fällen mit Phloroglucin und Salzsäure Rotfärbung geben und daher als verholzt anzusehen sind. Der Mechanismus der Bewegung vollzieht sich in der Weise, dass beim Austrocknen die Polsterzellen den mit ihnen in Verbindung stehenden Gewebering nach unten ziehen, wodurch ein Ausbreiten der Pappushaare nach der Aussenseite zu erfolgt; während im feuchten Zustande durch Quellung der betreffenden Zellen der Gewebering emporgehoben wird, was ein Zusammenlegen der Haare zur Folge hat.

II. Specieller Teil.

Bei der Beschreibung der einzelnen Präparate lege ich meinen Beobachtungen diejenige Einteilung der Compositen

zu Grunde, die Hoffmann im vierten Teil der natürlichen Pflanzenfamilien von Engler-Prantl gegeben hat. Ich bespreche zunächst die Unterabteilungen der Ligulifloren, da hier fast ausnahmslos ein wohlausgebildetes Polstergewebe vorhanden ist, welches durch Quellen und Austrocknen die Bewegung der Pappushaare herbeiführt.

Liguliflorae.

Crepidinae: Die Crepidinen besitzen einen Pappus, welcher aus borstigen Haaren besteht, die ungefiedert sind. Die Bewegung der Haare findet durch ein scharf abgegrenztes Polstergewebe statt, das die bekannte kurvenartige Anordnung der Polsterzellen aufweist. Das Polstergewebe von Crepis virens erscheint im feuchten Zustande auf dem Längsschnitt von fast ovaler Gestalt; die Frucht zeigt, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, zahlreiche kleine Widerhaken, deren Bedeutung wahrscheinlich durch eine bessere Befestigung im Boden bei der Keimung zu erklären ist. Ein ähnliches anatomisches Bild, wie Crepis virens, bietet Picris hieracioides. In dem hygroskopischen Gewebe von Crepis sibirica (siehe Fig. 3) besitzen die kontraktionsfähigen Zellen zahlreiche spaltenförmige Poren, die in der Richtung der Kurven verlaufen. Die Annahme, dass in Folge dessen die Kontraktion der Zellen senkrecht zu den Kurven am grössten sei, wurde durch Messung bestätigt gefunden.

Hieraciinae: Der Pappus der Hieraciinen ist einreihig und besteht aus borstigen, zerbrechlichen, einfachen Haaren, die niemals eine rein weisse Farbe besitzen. Die Bewegung der Pappusstrahlen wird veranlasst durch ein halbmondförmiges Polstergewebe, in welchem die betreffenden Polsterzellen parallel der inneren Umrisslinie des Polsters angeordnet sind.

Hypochaeridinae: In der Unterabteilung der Hypochaeridinen zeigt der Pappus zuweilen zwei Haarkränze. Der innere besteht aus langen, federhaarigen Strahlen; während der äussere aus kurzen Borsten gebildet ist. Eine solche Anordnung finden wir bei einigen Hypochaeris-Arten (z. B Hypochaeris glabra, Hypochoraeris aetnensis und anderen). Nur aus einer Reihe feiner Haare besteht der Pappus bei Taraxacum officinale, derselbe befindet sich auf einer scheibenartigen Erweiterung des langen fadenförmigen Schnabels, in welchen sich die Frucht nach oben hin verlängert. Die passive Bewegung der Pappushaare wird veranlasst durch ein Polstergewebe, welches hier verhältnismässig gross ist, es findet daher auch beim Austrocknen eine merkliche Kontraktion der betreffenden, in deutlichen Kurven verlaufenden Polsterzellen statt, die in der Längsrichtung 9,5 Prozent und in der Querrichtung 8,7 Prozent beträgt. Zwei Vertreter dieser Unterabteilung, Leontodon hastilis und Leontodon autumnalis, zeigen eigentümliche Abweichungen in der Bewegung der Haare und im Bewegungsmechanismus selbst. Die Beobachtung Ráthays, dass der Pappus von Leontodon hastilis und von Leontodon autumnalis, einmal ausgebreitet, trotz der Einwirkung des Wassers in dem gespreizten Zustande verharre, trifft nicht zu. Es findet vielmehr beim Befeuchten mit Wasser eine Bewegung der Haare statt, jedoch in einer dem gewöhnlichen Verhalten entgegengesetzten Richtung. Wie ich schon oben bei der Besprechung der ebenfalls nicht zutreffenden Ansicht Talieffs ausgeführt habe, bewegen sich nämlich die Pappusstrahlen infolge der Einwirkung des Wassers nach aussen, während beim Austrocknen die Bewegung nach der Innenseite zu erfolgt. Diese Innenbewegung ist zwar eine geringe, aber eine deutlich wahrnehmbare; denn wie ich durch genaue Messung feststellen konnte, wird der Winkel, den die Pappushaare mit der Frucht als Längsachse bilden, beim Austrocknen um 7 ^{0}

kleiner. Eine so geringe Bewegung der Pappushaare konnte Ráthay und Talieff wohl entgehen, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass in gewöhnlichen Fällen die Bewegung der Pappusstrahlen mit einer Winkeländerung von 40—45 ^{0} verbunden ist.

Die Untersuchung im polarisierten Licht ergab nun, dass die Ursache dieser Pappusbewegung auf die Lage der dynamischen Zellen zurückzuführen ist, die sich hier im basalen Teile an der inneren Seite der Pappushaare befinden. Beobachtet man einen Radialschnitt von Leontoden hastilis oder autumnalis unter dem Polarisationsmikroskop bei Anwendung eines Gipsblättchens „Roth I“ (siehe Nägeli-Schwendener, Das Mikroskop), so zeigt der untere Teil der Pappushaare in der Diagonalstellung auf der Innenseite die Subtraktionsfarbe „Gelb I“ und auf der Aussenseite die Additionsfarbe „Blau II.“ Durch diese Farbenunterschiede im polarisierten Licht ist also der Beweis erbracht, dass sich im unteren Teile der Pappushaare an der Innenseite die dynamisch wirksamen Zellen befinden, welche durch ihr ungleichartiges Verhalten beim Quellen und Austrocknen die Bewegung der Haare herbeiführen. Auf die Beziehungen zwischen Quellungsfähigkeit und optischem Verhalten komme ich weiter unten zurück; hier möchte ich jedoch hervorheben, dass diese beiden Pflanzen unter den Liguliflоren die einzigen sind, bei welchen eine aktive Bewegungsfähigkeit der Pappushaare selbst vorhanden ist.

Lactucinae: Bei den Lactucinen ist der Pappus aus mehreren Reihen dünner, weisser Härchen gebildet, welche durch ein wohlausgebildetes Polstergewebe in Bewegung gesetzt werden. Auf Längsschnitten von Lactuca Scariola ist die Lage des Polstergewebes deutlich durch Ausbuchtungen an beiden Seiten zu erkennen. Das hygroskopische Gewebe von Sonchus paluster unterscheidet sich von den bisher betrachteten dadurch, dass in ihm die be-

treffenden kontraktionsfähigen Zellen sich nicht in der so häufig beobachteten kurvenartigen Anordnung befinden, sondern es liegen die mit zahlreichen rundlichen Poren versehenen Polsterzellen teils in horizontaler, teils in vertikaler Lage (siehe Abbildung).

Scorzonerinae: Die untersuchten Vertreter der Scorzonerinen besitzen ein verhältnismässig grosses Polstergewebe, welches durch Quellen und Austrocknen seiner in deutlichen Kurven verlaufenden Polsterzellen eine ausgiebige Bewegung der Pappushaare herbeiführt. Der Pappus besteht aus einer oder mehreren Reihen von borstigen Strahlen, welche durch ineinandergewebte, feine Fiederhaare miteinander verflochten sind. Diese Fiederhaare besitzen jedoch keine hygroskopischen Eigenschaften, sondern verschieben sich, wenn die Hauptstrahlen beim Befeuchten mit Wasser sich zusammenlegen, in den Zwischenräumen der betreffenden Pappusstrahlen gleitend aufeinander, um beim Austrocknen eine Verbindung zwischen den Hauptstrahlen herbeizuführen, wodurch ein fallschirmartiges Gebilde entsteht, durch welches dann der Wind, da ihm eine sehr grosse Angriffsfläche geboten ist, das betreffende Achaenium mit Leichtigkeit fortbewegen kann. Durch die Bildung dieses Fallschirmes ist daher der Pappus der Scorzonerinen als ein sehr vollkommenes Gebilde unter den verschiedenen Pappusarten bei der Windverbreitung anzusehen.

In äusserst charakteristischer Weise ist das Polstergewebe bei den einzelnen Tragopogon-Arten ausgebildet. Wir finden hier ein sehr grosses Polster, in welchem man deutlich den kurvenartigen Verlauf der polygonalen Polsterzellen wahrnimmt. Angemessen der Polstergrösse tritt auch eine bedeutende Kontraktion der betreffenden Polsterzellen beim Austrocknen ein. Um genaue Maasse festzustellen, nahm ich Messungen an einem Längsschnitt von Tragopogon pratensis vor und fand, dass die Kontraktion des Polster-

gewebes in der Längsrichtung 18 Prozent und in der Richtung der Breite 7,5 Prozent beträgt.

Als letzten Vertreter der Ligulifloren nenne ich Scorzonera hispanica. Hier finden wir zwar ein im Vergleich mit den Tragopogon-Arten kleines, aber wohlausgebildetes Polstergewebe, welches die typische kurvenartige Anordnung der kontraktionsfähigen Polsterzellen aufweist.

Tubuliflorae.

Die Tubulifloren können wir in Bezug auf ihre Verbreitungsmittel durch den Wind in drei Gruppen einteilen. Die erste Gruppe umfasst die Unterabteilung der Anthemideen und der Calenduleen, bei welchen zwar ein Pappusgebilde nicht vorhanden ist, aber dennoch eine Verbreitung durch den Wind stattfindet, weil in diesen Fällen die Achänien auch ohne jeglichen Flugapparat durch ihre Kleinheit der Wirkung des Windes ausgesetzt sind.

In die zweite Gruppe ist die Mehrzahl der Tubulifloren aufzunehmen. Hier finden wir einen Pappus, dessen Haare in normaler Weise durch das unterhalb gelegene Polstergewebe in Bewegung gesetzt werden.

Die dritte Gruppe bildet die Unterabteilung der Cynareen und der Inuleen, da hier die Bewegung der Pappushaare nicht durch kontraktionsfähige Zellen, die unterhalb der Haare liegen, stattfindet, sondern die Ursache der Pappusbewegung auf das verschiedenartige Verhalten dynamischer Zellen beim Quellen und Austrocknen zurückzuführen ist, welche sich im basalen Teile an der Aussenseite der Haare befinden.

Eupatorieae: Der Pappus der Eupatorieen besteht entweder aus nur wenigen oder aus zahlreichen Borsten, die durch ein Polstergewebe, dessen Zellen die bekannte

kurvenartige Anordnung zeigen, bewegt werden. Diese Bewegung ist in manchen Fällen eine sehr ausgiebige, so bilden z. B. im trockenen Zustande die sternförmig ausgebreiteten Pappusstrahlen von Eupatorium cannabinum mit der Frucht einen rechten Winkel. In fast ebenso ausgiebigem Masse findet eine Bewegung der Pappusstrahlen von Eupatorium atropurpureum statt. Die die Bewegung bewirkenden Zellen zeigen im polarisierten Licht bei Anwendung eines Gipsblättchens „Rot I" die Subtraktionsfarbe „Orange I." Die Annahme, dass auf Grund dieser Farbenerscheinung die Quellungsfähigkeit respektive die Kontraktion der betreffenden Polsterzellen in der Richtung der Kurven am grössten sei, wurde durch Messung bestätigt gefunden, es beträgt die Kontraktion des Polstergewebes in der Richtung der Breite (Richtung des Kurvenverlaufes) 18 Prozent und in der Richtung der Länge (Richtung senkrecht zu den Kurven) 14,1 Prozent.

Astereae. Der Pappus der Astereen ist in mannigfacher Weise ausgebildet. In allen Fällen wird jedoch die Bewegung der Haare durch ein Polstergewebe herbeigeführt. Bei den verschiedenen Aster-Arten finden wir nur Unterschiede in Bezug auf die Polstergrösse. Von den von mir untersuchten Arten (Aster laevis, Aster makrophyllus, Aster Lindleyanus, Aster brumalis, Aster umbellatus) besitzt Aster makrophyllus das grösste Polster. Das Polstergewebe von Solidago Virgaurea zeigt nicht an allen Teilen eine so scharfe Abgrenzung, wie sie bei den untersuchten Aster-Arten gefunden worden ist, sondern es erstrecken sich hier die kontraktionsfähigen Zellen bis tief in das Gewebe des Achaeniums hinein.

Senecioneae: Der Pappus der Senecioneen besteht fast immer aus feinen haarförmigen, mit zahlreichen Zähnen versehenen Borsten, welche nicht in allen Fällen durch ein Polstergewebe bewegt werden.

Bei den von mir untersuchten Senecio-Arten (Senecio

nemorensis, Senecio vulgaris, Senecio silvaticus, Senecio palustris) wird die Bewegung der Pappusstrahlen durch ein wohlausgebildetes Polster herbeigeführt. In demselben sind jedoch die betreffenden hyproskopischen Zellen nicht in der so häufig stark ausgeprägten Kurvenform angeordnet, sondern in nur schwach gekrümmten Linien, die sich in ungefähr paralleler Anordnung zur inneren Umrisslinie des Polsters befinden. Als nächsten Vertreter der Senecioneen führe ich Tussilago Farfara an. Wie ich schon oben bei der Besprechung der Talieffschen Arbeit ausführte, ist hier eine aktive Bewegungsfähigkeit der Pappushaare vorhanden. Die Beobachtung Talieffs, dass der Gewebering, welcher den Pappusstrahlen als Träger dient, gleichzeitig als hygroskopisches Gewebe wirkt, entspricht nicht den Thatsachen; vielmehr ist die Pappusbewegung auf dynamische Zellen zurückzuführen, die sich an der Aussenseite im unteren Teile der Pappushaare befinden. Das Vorhandensein dieser Zellen ergiebt sich schon aus der Art der Pappusbewegung, da beim Austrocknen die für die aktive Bewegungsfähigkeit charakteristische Krümmung der Pappushaare eintritt. Betrachtet man ferner einen Radialschnitt von Tussilago Farfara durch das Polarisationsmikroskop, so treten im basalen Teile der Pappusstrahlen dieselben Farbenunterschiede auf, wie sie unter gleichen Bedingungen bei den Vertretern der von mir aufgestellten dritten Gruppe, denen durchweg eine aktive Bewegungsfähigkeit der Pappushaare eigentümlich ist, zu beobachten sind. Diese beiden Erscheinungen, die Krümmung der Pappushaare beim Austrocknen und die optische Reaktionsfähigkeit des unteren Teiles derselben bilden das charakteristische Merkmal der dritten Gruppe, zu welcher nur die Inuleen und Cynareen zu rechnen sind.

Inuleae: Bei den Inuleen will Talieff, wie ich schon

oben erwähnte, eine Vereinigung von Polstergewebe mit dynamischen Zellen beobachtet haben. Diese Beobachtung ist jedoch nicht zutreffend, da hier nur eine aktive Bewegung der Haare selbst vorhanden ist. Bedingt wird dieselbe durch dynamische Zellen, welche sich im basalen Teile an der äusseren Seite der Pappusstrahlen befinden. Der Umstand, dass bei der Bewegung während des Austrocknens eine Winkeländerung des unteren Teiles der betreffenden Pappushaare mit der Frucht nicht stattgefunden hat, beweist schon zur Genüge, dass die Ansicht Talieffs, nach welcher bei der Bewegung auch kontraktionsfähige Polsterzellen mit in Funktion treten, unrichtig ist.

Zum Nachweise der dynamischen Zellen, welche immer mit zahlreichen Querporen ausgestattet sind, bediente ich mich des Polarisationsmikroskops. Mit Hilfe desselben kann man deutlich im basalen Teile der Pappusstrahlen durch die auftretenden Farbenerscheinungen eine verschiedenartige Struktur der in Frage kommenden Zellen konstatieren. Betrachtet man z. B. einen Radialschnitt von Inula Helenium im polarisierten Licht, bei Anwendung eines Gipsblättchens „Rot I," so erscheinen die Pappushaare in der Diagonalstellung an der Innenseite in der Additionsfarbe „Blau II" und an der Aussenseite in der Subtraktionsfarbe „Gelb I." Dasselbe optische Verhalten im polarisierten Licht zeigt auch Inula thapsoides.

Cynareae: Bei den Cynareen besteht der Pappus aus einer oder mehreren Reihen von borstigen Strahlen, die in manchen Fällen zahlreiche, ebenfalls mit hygroskopischen Eigenschaften ausgestattete Nebenstrahlen besitzen. Die Bewegung der Pappushaare wird jedoch nicht durch kontraktionsfähige Zellen, die unterhalb der Haare sich befinden, und welche wir unter dem Begriff „Polstergewebe" zusammengefasst haben, herbeigeführt, sondern ebenfalls durch dynamische Zellen, die im basalen Teile an der Aussenseite der Haare liegen. Beim Austrocknen

tritt nun eine starke Kontraktion dieser dynamischen Zellen in der Längsrichtung ein, während die daneben liegenden dünnwandigen Zellen sich nur wenig verkürzen. Hierdurch erfolgt eine Auswärtskrümmung der Pappushaare, welche, wie ich schon oben erwähnte, als charakteristisches Merkmal der aktiven Pappusbewegung angesehen werden muss, da bei einer passiven Bewegung, d. h. bei einer Bewegung, deren Ursache auf Polsterzellen zurückzuführen ist, die Haare vollständig gerade bleiben.

Als sicherer Nachweis für die bei der aktiven Pappusbewegung in Wirksamkeit tretenden dynamischen Zellen dient das optische Verhalten derselben im polarisierten Licht; die hier auftretenden Farbenunterschiede zeugen von einer verschiedenartigen Struktur der betreffenden Zellmembranen. Betrachtet man z. B. einen Radialschnitt von Cynara Scolymus durch das Polarisations-Mikroskop, so treten, nachdem das Untersuchungsobjekt in Diagonalstellung gebracht worden ist, dieselben Farbenerscheinungen auf, wie sie bei den Inuleen beschrieben worden sind.

Als auf einen besonders interessanten Fall sei zum Schluss noch auf Centaurea Cyanus hingewiesen. Hier besteht der Pappus aus einem doppelten Haarkranze, einem kleineren inneren und einem grösseren äusseren. Die einzelnen Strahlen dieser beiden Haarkränze zeigen in ihren hygroskopischen Bewegungen ein entgegengesetztes Verhalten. Während nämlich die Pappusborsten des äusseren Kranzes beim Befeuchten mit Wasser in normaler Weise sich nach innen zu bewegen und beim Austrocknen sich ausbreiten, verhalten sich die Strahlen des inneren Kranzes in umgekehrter Weise. Die Annahme, dass die dynamischen Zellen bei den äusseren Strahlen an der Aussenseite und bei den inneren Strahlen an der Innenseite der Haare sich befinden, wurde durch die Untersuchung im polarisierten Licht bestätigt gefunden. Die Erscheinung, dass die Strahlen des inneren Haarkranzes

durch die Einwirkung von Wasser sich ausbreiten und beim Austrocken sich nach innen zu zusammenlegen, hat in vieler Beziehung Aehnlichkeit mit der von Ascherson beschriebenen Hygrochasie. Als charakteristische Beispiele der hygrochastischen Bewegungen können die Fruchtstände von Odontospermum pygmaeum und Anastatica hierochuntica angesehen werden. Während wir jedoch die biologische Bedeutung dieser Bewegungen erkennen, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass für die Keimung der Samen Feuchtigkeit Bedingung ist und daher ein Ausbreiten der Samen zur Regenzeit angebracht erscheint, fehlt es an einer Erklärung der Zweckmässigkeit für die Bewegungserscheinungen des inneren Pappuskranzes von Centaurea Cyanus. Zuerst wurde der Bewegungsmechanismus dieser Pappushaare von Zimmermann an den Nebenstrahlen des Pappus einiger Cynareen beobachtet, und erst geraume Zeit später wies Steinbrinck* denselben Mechanismus an den Hauptstrahlen durch die Untersuchung im polarisierten Licht nach. In seiner Arbeit: „Molecularphysikalische Untersuchungen“** führt Zimmermann aus, dass die Nebenstrahlen des Cynareen-Pappus in ihrem basalen Teile eine hygroskopische Stelle besitzen, die bewirkt, dass beim Austrocknen eine Auswärtsbewegung der Nebenstrahlen eintritt. Durch die Untersuchung im polarisierten Licht konnte Zimmermann nachweisen, dass die im unteren Teile der Fiederhaare an der konkaven Seite liegenden Zellen dieselbe optische Reaktion hervorrufen, wie in der Längsrichtung komprimiertes Glas, während die an der konvexen Seite befindlichen Zellen auf longitudinale Expansion reagieren, wie der ganze obere Teil der Fiederhaare. Wenn wir uns nun die Frage vor-

* Steinbrinck, Ueber den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. (Schwendener Festschrift.)

** Berichte der deutsch. Bot. Gesellschaft Bd. I 1883 p. 539.

legen, worauf das verschiedenartige Verhalten der dynamischen Zellen in optischer Beziehung zurückzuführen sei, so müssen wir wohl zu dem Schlusse gelangen, dass der Zusammenhang zwischen Quellungsfähigkeit und optischem Verhalten auf einer bestimmten Anordnung der kleinsten Teilchen beruht, die hier nicht in steilen Schraubenlinien, sondern in Querreihen liegen, welche sich bei der Quellung erheblich weiter von einander entfernen.

Begründung der Schrumpfungstheorie.

Nachdem wir durch die anatomische Beschreibung der einzelnen Unterabteilungen ein deutliches Bild von den Zellen erhalten haben, durch welche die Bewegung der Pappushaare herbeigeführt wird, kommen wir zu der Frage, auf welche physikalische Vorgänge in den Polsterzellen die Bewegung des Compositen-Pappus zurückzuführen ist. Diese Frage ist in zwiefacher Weise beantwortet worden; während nach Steinbrincks ursprünglicher Ansicht durch das Austrocknen der Zellmembranen ganz allein die Bewegung der Pappushaare herbeigeführt wird, hat Kamerling,* dessen Anschauung auch Steinbrinck neuerdings sich zu eigen macht, in seiner Arbeit über „Oberflächenspannung und Cohaesion" zu beweisen gesucht, dass diese Bewegung auf Cohaesion beruht, und zwar auf der Cohaesion des im Zelllumen befindlichen Wassers und seiner Adhaesion an der Zellmembran. Nach der Auffassung Kamerlings kommt die Bewegung der Pappushaare beim Austrocknen, ähnlich wie die Bewegungen beim annulus der Farnsporagien, aus einer durch Verdunstung des Wassers herbeigeführten Volumenabnahme des Zellsaftes zu Stande, wobei jedoch eine Unterbrechung der Cohaesion nirgends eintritt, sondern nur ein Einstülpen einzelner Wandpartieen erfolgt. Diese neue Auffassung in Bezug auf den Compositen-Pappus fand, wie ich schon oben erwähnte, eine Unterstützung durch

* Bot. Centralblatt 1898 Bd. 73.

Steinbrinck, welcher seine frühere Anschauung, die auf der allerseits angenommenen Schrumpfungstheorie begründet war, mit der Kamerlingschen Cohaesionsmechanik zu vereinigen suchte.

Seine frühere Auffassung vertritt Steinbrinck in der Abhandlung: „Ueber den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren“ in der Schwendener-Festschrift. In dem Abschnitt „Hygroskopische Haare“ stellt er die Forderung auf, dass die hygroskopischen Bewegungen der Pflanzenhaare dem von Kamerling für Membranschrumpfung aufgestellten Typus des Laubmoosperistoms an die Seite gestellt werden müssen, und hielt es damals für ein Versehen von Seiten Kamerlings, wenn derselbe an einer Stelle seiner Studie über Oberflächenspannung und Cohaesion die Bewegung des Compositen-Pappus den Cohaesionsmechanismen einreiht. Kurze Zeit darauf änderte jedoch Steinbrinck seinen Standpunkt und erklärte es für zweifellos, dass die Kontraktion der den Bewegungsmechanismus der Pappushaare bedingenden Zellen nur von der Cohaesion des Wassers in diesen Zellen abhängig sei. Im Folgenden werden wir nun sehen, dass die Gründe, welche Steinbrinck zur Aenderung seiner Anschauung geführt haben, nicht als stichhaltig anzusehen sind. Ich werde daher versuchen, dieselben der Reihe nach zu widerlegen.

In der Abhandlung: „Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Cohaesionsmechanismen“* führt Steinbrinck zum Beweise dafür, dass man das Austrocknen der Zellmembranen im Polstergewebe nicht als Ursache der Pappusbewegung ansehen könne, den Umstand an, dass auf dünnen Längs- und Querschnitten durch das trockene Polstergewebe das Lumen der betreffenden Zellen fast ganz geschwunden sei. Diese Auffassung ist indes nicht

* Berichte der deutsch. Bot. Gesellschaft Heft 5 1899.

zutreffend. Denn macht man einen Längs- oder einen Querschnitt durch das betreffende Polstergewebe, so findet man im trockenen Zustande das Lumen der Polsterzellen zwar verkleinert, aber doch deutlich erkennbar. Besonders klar tritt diese Erscheinung an Radialschnitten durch das Polstergewebe von Tragopogon pratensis zu Tage. Man sieht, dass das Lumen der verhältnismässig grossen Polsterzellen zwar abgenommen hat, jedoch ist von einem Verschwinden derselben durchaus keine Rede. Die irrtümliche Auffassung vom Schwunde des Zelllumens ist vielleicht dadurch erklärbar, dass das mikroskopische Bild des Polstergewebes im trocknen Zustande dem Auge des Beobachters in Folge der Anwesenheit von Luft im Zellinnern schwarz erscheint; entfernt man jedoch die Luft durch Zusatz von absolutem Alkohol, so kann man deutlich die Konturen der Zellen beobachten und somit ein vorhandenes Zelllumen sicher konstatieren. Dasselbe ist selbstverständlich im trocknen Zustande kleiner geworden, und im für Steinbrinck günstigsten Falle konnte ich eine Abnahme des Lumens bis auf etwa die Hälfte feststellen; eine solche Abnahme ist jedoch, wie wir weiter unten sehen werden, nur auf Schrumpfung der Zellmembranen zurückzuführen.

Die Annahme Steinbrincks, dass auch die Beobachtung Talieffs, welcher ein „Zusammenfallen“ der Polsterzellen ebenfalls wahrgenommen hat, eine Stütze für seine Theorie biete, kann nicht als berechtigt angesehen werden, da das Zusammenfallen der betreffenden Zellen mit einem Schwunde des Zelllumens durchaus nicht identisch ist. Eine weitere Unterstützung seiner Cohaesionstheorie sieht Steinbrinck in der Beobachtung, dass beim Austrocknen gröberer Schnitte zunächst Luftblasen im Nachbargewebe auftreten und später erst im hygroskopischen Teile selbst. Auch diese Wahrnehmung entspricht nicht dem wirklichen Verhalten. Denn bei der mikroskopischen Betrachtung an

Längsschnitten irgend eines Polstergewebes sieht man bei der Verdunstung des Wassers zunächst in den hygroskopischen Zellen Luftblasen auftreten und dann erst in den Nachbarzellen. Diese Beobachtung findet eine natürliche Erklärung in dem Bau der Zellwände, da die Zellen des hygroskopischen Gewebes bedeutend dünnwandiger sind, als die Nachbarzellen; daher sind auch dieselben eher befähigt auszutrocknen, als die Zellen im Nachbargewebe.

Die für den Cohaesionsmechanismus beweiskräftigste Behauptung Steinbrincks, dass im trocknen Zustande die Polsterzellen eine ausserordentliche Zerknitterung aufweisen, konnte bei keinem von mir untersuchten Objekte bestätigt werden; im Gegenteil, die Zellwände erscheinen nach dem Austrocknen straff und ohne jegliche Faltenbildung. Auch hier ist es für die bessere Beobachtung erforderlich, zur Aufhellung des mikroskopischen Bildes absoluten Alkohol zuzusetzen.

Zum Schluss führe ich noch als wichtiges Argument für die Schrumpfungstheorie die Thatsache an, dass die Bewegung der Haare beim Austrocknen erst wenige Augenblicke später eintritt, nachdem die betreffenden Polsterzellen vollständig schwarz geworden waren, nachdem also das im Zelllumen enthaltene Wasser verdunstet war. Es kann daher von einer Cohaesionswirkung hier nicht die Rede sein, da dieselbe flüssigen Inhalt in den betreffenden Zellen voraussetzt.

Eine eingehende Begründung findet die Schrumpfungstheorie auch durch eine Abhandlung Schwendeners* „Ueber den Oeffnungsmechanismus der Antheren.“ Da die Beweisführung sich in vielen Fällen mit der beim Compositen-Pappus deckt, so erscheint es angebracht, näher auf diese Abhandlung einzugehen. Aus derselben ersehen wir, dass eine Oeffnungsbewegung der Antheren

* Sitzungsber. d. Kgl. Akadem. der Wissensch. 2. II. 1899.

erst einzutreten beginnt, nachdem das im Lumen der Faserzellen enthaltene Wasser verdunstet ist. Das Lumen erscheint dann bei durchfallendem Lichte vollständig schwarz, und jetzt erst beginnt durch schnelles Austrocknen der Zellmembranen ein allmähliches Oeffnen der Antherenklappe bis zu deren Geradestreckung. Wie ich mich durch Augenschein an Präparaten von Tulipa überzeugen konnte, geht diese Bewegung ganz allmählich ohne jeglichen Ruck von statten. Eine ruckweise Bewegung würde eine Cohaesionswirkung des Wassers vermuten lassen. Um sich nun vor Täuschungen zu schützen, empfiehlt Schwendener die Befestigung des betreffenden Untersuchungsobjektes an einer Nadelspitze vorzunehmen und dann die Bewegung zu beobachten, da durch die Adhaesion des mikroskopischen Präparates mit dem Objektträger beim Austrocknen mitunter ruckweise Bewegungen eintreten.

Als wichtigen Beweis für die Membranschrumpfung führt auch Schwendener die Thatsache an, dass beim Austrocknen keinerlei Faltenbildung in den Membranen der Faserzellen zu konstatieren ist, nachdem eine starke Kontraktion derselben in der Richtung senkrecht zu den Verdickungsleisten eingetreten war.

Die äusserst grosse Kontraktionsfähigkeit der Faserzellen in den Antherenklappen, die mitunter bis über 70 Procent beträgt, muss ebenfalls als Beweis für die Schrumpfungstheorie angesehen werden, da es nicht einzusehen ist, wie eine so bedeutende Kontraktion mit Cohaesionswirkung im Zusammenhang stehen könnte, denn in den wenigen Fällen, in welchen man eine Cohaesionswirkung des Wassers annehmen kann, wie z. B. beim annulus der Farnsporagien, ist die Kontraktion der betreffenden Zellen nur eine sehr geringe.

Nach den von Schwendener an Antherenklappen angestellten Untersuchungen und nach meinen eigenen Beobachtungen am Compositen-Pappus halte ich es für

vollständig erwiesen, dass in diesen Fällen die hygroskopischen Bewegungen nur auf Membranschrumpfung der betreffenden Zellen zurückzuführen ist.

Um das Ergebnis meiner Untersuchungen kurz zusammenzufassen, sei auf folgende Punkte aufmerksam gemacht.

1. Die Einwirkung des Wassers ruft in den meisten Fällen bei einem Pappus im trockenen Zustande mit ausgebreitetem Haarkranze eine nach der Innenseite zu erfolgende Bewegung der einzelnen Pappusstrahlen hervor. Ausnahmen von dieser Regel bildet der Pappus von Leontodon hastilis und Leontodon autumnalis, ferner die Pappusborsten des inneren Haarkranzes von Centaurea Cyanus. Bei den Pappushaaren dieser Pflanzen sehen wir eine entgegengesetzte Wirkung des Wassers eintreten, da die betreffenden Pappusstrahlen im feuchten Zustande sich nach der Aussenseite zu bewegen.

2. In der Mehrzahl der Fälle erfolgt die Bewegung der Pappusstrahlen durch Quellen respektive Austrocknen polygonaler, ohne Intercellularen, meistens in Kurvenform aneinandergereihter Zellen, die wir unter dem Begriff „Polstergewebe“ zusammengefasst haben.

3. Die das Polstergewebe bildenden kontraktionsfähigen Zellen geben in allen Fällen mit Phloroglucin und Salzsäure Rotfärbung und müssen daher als verholzt angesehen werden.

4. In einigen besonderen Fällen, z. B. bei den Inuleen und den Cynareen, ferner bei Leontodon hastilis und bei Leontodon autumnalis ist die Bewegung der Pappushaare auf die aktive Thätigkeit der Haare selbst zurückzuführen. Dieselbe wird hervorgerufen durch dynamische Zellen, die im basalen Teile der Haare liegen, und welche uns im polarisierten Licht durch ihr optisches Verhalten Aufklärung über die Molecularstructur ihrer Membranen geben.

5. Die Kontraktion beim Austrocknen des hygroskopischen Gewebes ist allein auf Membranschrumpfung der betreffenden kontraktionsfähigen Zellen zurückzuführen.

Figuren-Erklärung.

In den Figuren bedeutet:
Ph. = Pappushaare.
Pg. = Polstergewebe.
dn. Z. = dynamische Zellen.

Fig. 1. Längsschnitt von Crepis virens im feuchten Zustande.
Fig. 2. Längsschnitt von Crepis virens im trocknen Zustande.
Fig. 3. Längsschnitt durch das Polstergewebe von Crepis sibirica.
Fig. 4. Längsschnitt von Hieracium umbellatum im feuchten Zustande.
Fig. 5. Längsschnitt von Hieracium umbellatum im trocknen Zustande. Das Polstergewebe besitzt halbmondförmige Gestalt.
Fig. 6. Längsschnitt durch das Polstergewebe von Leontodon Taraxacum.
Fig. 7. Längsschnitt durch das Polstergewebe von Sonchus paluster. Die Polsterzellen sind teils in horizontaler, teils in vertikaler Lage angeordnet.
Fig. 8. Längsschnitt durch das Polstergewebe von Tragopogon pratensis.
Fig. 9. Längsschnitt durch das Polstergewebe von Eupatorium atropurpureum.
Fig. 10. Längsschnitt von Jnula Helenium.
Fig. 11. Längsschnitt von Cirsium silvaticum im feuchten Zustande.
Fig. 12. Längsschnitt von Cirsium silvaticum im trocknen Zustande.

Lebenslauf.

Ich, Arnold Hirsch, jüdischer Konfession, wurde geboren am 21. September 1871 zu Stettin als Sohn des im Jahre 1897 zu Berlin verstorbenen Kaufmanns Jakob Hirsch und seiner Ehefrau Johanna geb. Borchardt. Nachdem ich das Stadt-Gymnasium zu Stettin und das Sophien-Gymnasium zu Berlin besucht hatte, widmete ich mich der pharmazeutischen Laufbahn. Im Jahre 1895 bezog ich die Kgl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin, um Pharmazie zu studieren. Im Jahre 1897 bestand ich die pharmazeutische Staatsprüfung. Darauf studierte ich weitere vier Semester Naturwissenschaften an der Universität Berlin und widmete mich hauptsächlich dem Studium der Botanik, Chemie und Physik.

Im Jahre 1899 war ich in dem chemischen Laboratorium des Kgl. pathologischen Instituts zu Berlin thätig. Im Jahre 1900 arbeitete ich im Kgl. botanischen Institut zu Berlin an meiner Dissertation unter Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Schwendener. Im Sommersemester 1901 bezog ich die Universität Würzburg und vollendete im Kgl. botanischen Institut meine Dissertation unter Herrn Prof. Dr. Kraus. Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren:

Engler, E. Fischer, Gabriel, Garcke, Hantzsch, van't Hoff, Kraus, Magnus, Pinner, Pringsheim, Salkowski, Schwendener, Simmel, Thoms, Warburg, Wien, sowie der Herren Dozenten: Emmerling, Holtermann, Traube.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern bin ich zu grösstem Danke verpflichtet.

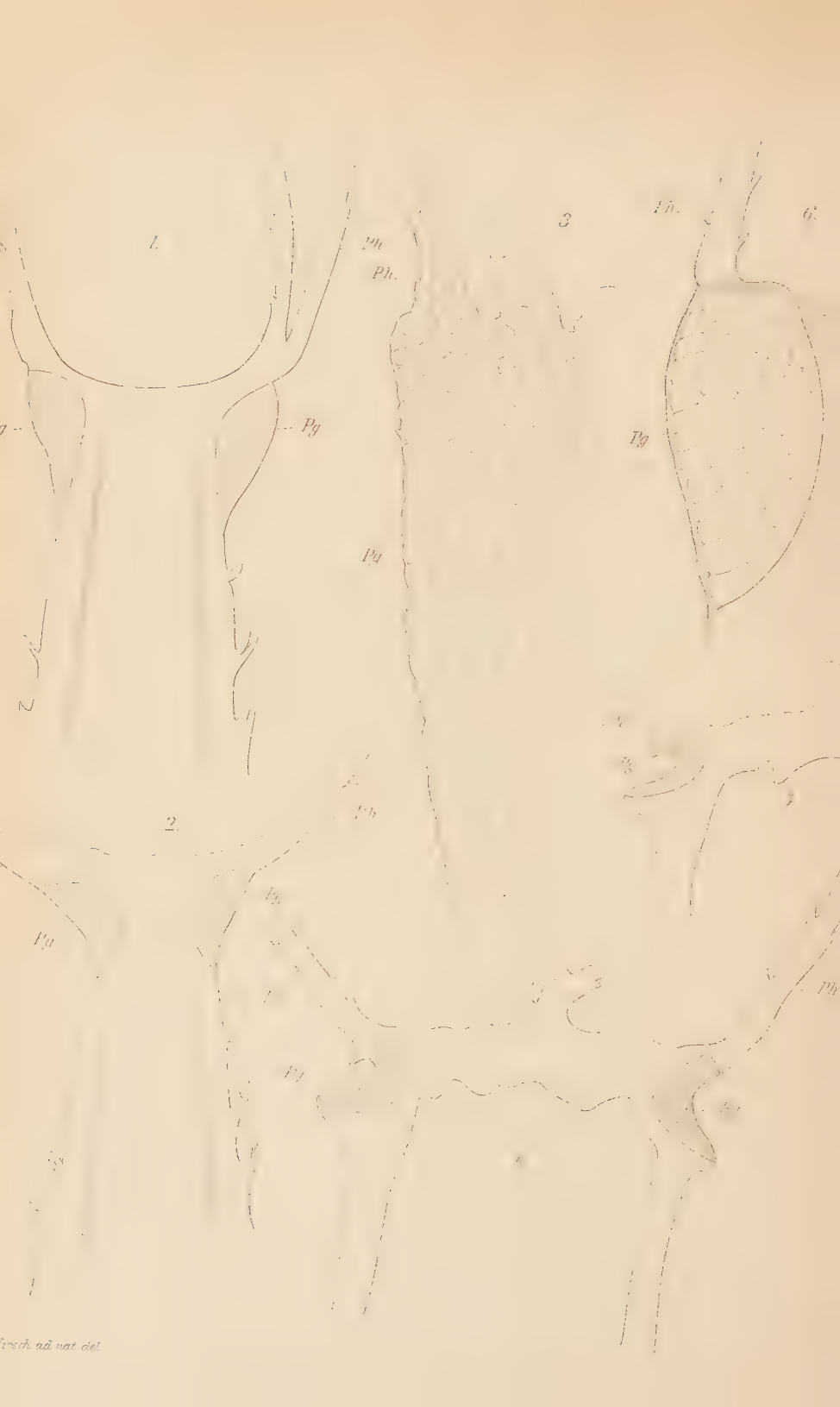
Lebenslauf.

Ich, Arnold Hirsch, jüdischer Konfession, wurde geboren am 21. September 1871 zu Stettin als Sohn des im Jahre 1897 zu Berlin verstorbenen Kaufmanns Jakob Hirsch und seiner Ehefrau Johanna geb. Borchardt. Nachdem ich das Stadt-Gymnasium zu Stettin und das Sophien-Gymnasium zu Berlin besucht hatte, widmete ich mich der pharmazeutischen Laufbahn. Im Jahre 1895 bezog ich die Kgl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin, um Pharmazie zu studieren. Im Jahre 1897 bestand ich die pharmazeutische Staatsprüfung. Darauf studierte ich weitere vier Semester Naturwissenschaften an der Universität Berlin und widmete mich hauptsächlich dem Studium der Botanik, Chemie und Physik.

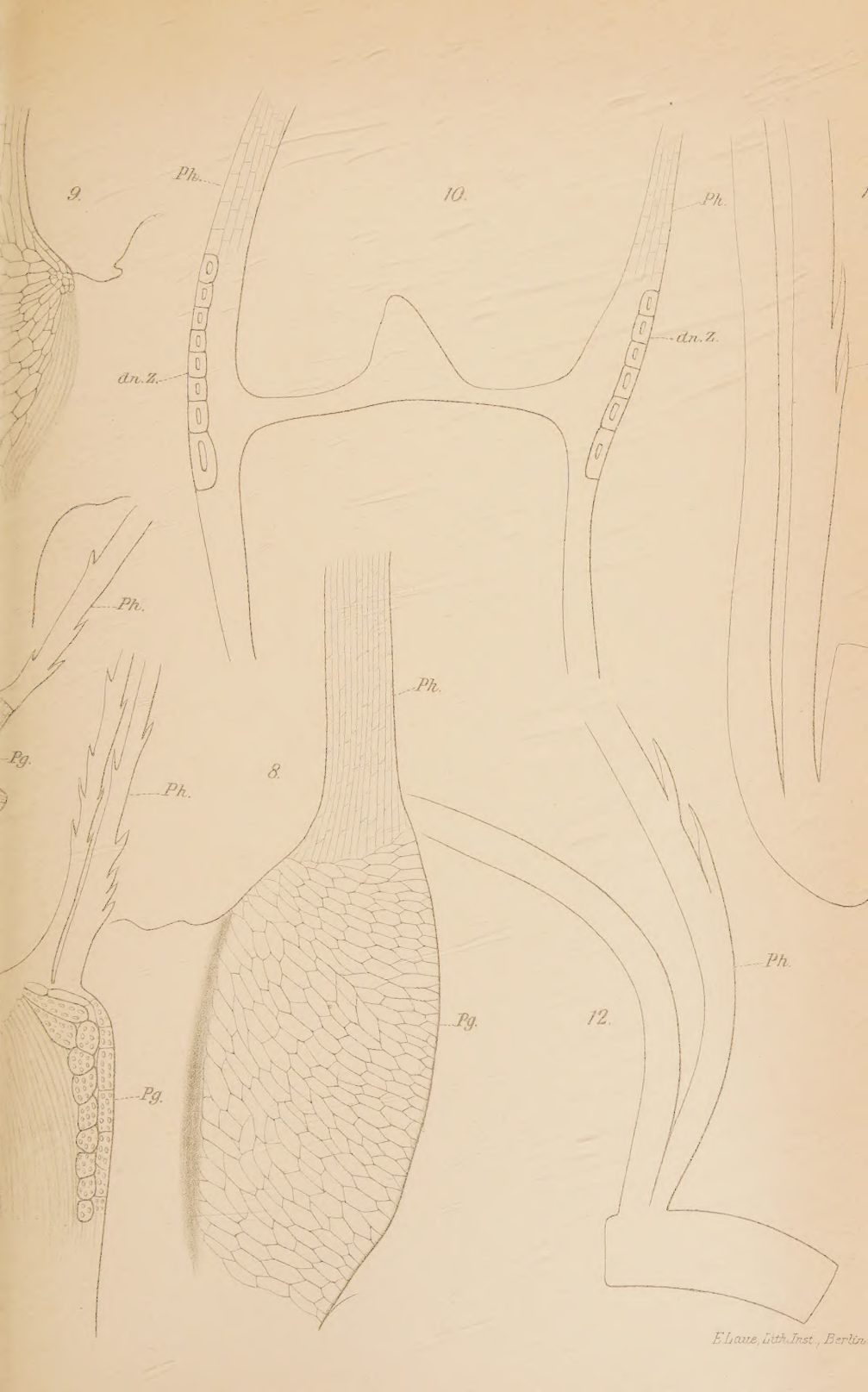
Im Jahre 1899 war ich in dem chemischen Laboratorium des Kgl. pathologischen Instituts zu Berlin thätig. Im Jahre 1900 arbeitete ich im Kgl. botanischen Institut zu Berlin an meiner Dissertation unter Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Schwendener. Im Sommersemester 1901 bezog ich die Universität Würzburg und vollendete im Kgl. botanischen Institut meine Dissertation unter Herrn Prof. Dr. Kraus. Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren:

Engler, E. Fischer, Gabriel, Garcke, Hantzsch, van't Hoff, Kraus, Magnus, Pinner, Pringsheim, Salkowski, Schwendener, Simmel, Thoms, Warburg, Wien, sowie der Herren Dozenten: Emmerling, Holtermann, Traube.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern bin ich zu grösstem Danke verpflichtet.



irsch ad nat del



E.Laue, Lith.Inst., Berlin